Institut royal des Sciences naturelles de Belgique | Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

BULLETIN | MEDEDELINGEN

Tome XXXVII, n° 5 | Deel XXXVII, nr 5
Bruxelles, avril 1961. | Brussel, april 1961.

TENDANCES EVOLUTIVES ET ORNITHOSYSTEMATIQUE

par René VERHEYEN (Bruxelles).

La convergence fait apparaître un petit nombre de structures pratiquement identiques dans deux ou plusieurs espèces qui, du point de vue phylogénétique, descendent d'autant de prototypes différents (isomorphisme hétérophylétique).

Le phénomène de la paramorphogenèse est constaté dans les descendants d'un même prototype qui, au cours de sa différenciation ultérieure, a été sollicité par de nombreuses tendances évolutives divergentes, mais dont quelques-unes se sont développées parallèlement dans certains groupes de formes apparemment dépourvues de liens de proche parenté (isomorphisme monophylétique).

Lorsque la complication structurelle, la configuration particulière des parties dépendantes et la fonction d'un complexe osseux (l'oreille moyenne, la main, le pied, le palais, la colonne vertébrale), d'un complexe glandulaire (l'hypophyse, l'intestin, les glandes nasales), d'un complexe neuromusculaire (l'encéphale, le trigéminus, le plexus brachialis), d'un complexe vaso-circulatoire (les carotides, le plexus artériel coronaire) sont étudiées comparativement dans une série d'espèces, il arrive fréquemment que dans l'une de celles-ci le complexe offre un aspect simplifié ou primitif, dans une autre, un maximum de développement ou de complication, alors que certains stades intermédiaires, entre ces deux extrêmes, soient également représentés par d'autres membres de la série. Cette progression (cline) morphologique, physiologique, éthologique ou fonctionnelle montre, dans une série de phases choisies, le sens de l'évolution du complexe étudié et les différentes étapes parcourues au cours de sa spécialisation. Fréquemment l'existence des séries morphologiques est confirmée par des recherches embryologiques et ontogéniques, de sorte que l'on peut admettre que tous les éléments, figurant dans une série donnée, sont porteurs d'une tendance évolutive, d'origine génétique,

amenant progressivement des modifications structurelles et fonctionnelles dans un sens bien déterminé.

Or il est de pratique courante de confondre les séries morphologiques, physiologiques, éthologiques et fonctionnelles avec les lignes monophylétiques et d'ignorer les différences entre les structures acquises par convergence et celles qui ont une origine paramorphogénétique.

Toute recherche valable sur le sens, la valeur et l'épanouissement d'une tendance évolutive est basée sur la constitution de séries d'espèces appartenant à la même lignée. En d'autres termes, les espèces appelées à figurer dans une série doivent être l'objet de recherches suffisamment approfondies pour que l'on puisse décider de leur parenté réciproque et reconnaître le prototype de la série évolutive. Or ces recherches n'ont qu'une valeur scientifique toute relative si elles ne sont pas basées sur l'analyse du plan structurel de base des oiseaux, donc sur la comparaison détaillée et objective du plus grand nombre possible de caractères taxonomiques représentatifs. Lorsqu'on est enfin informé sur l'origine de chaque élément dans la série, on est en mesure de décider si les tendances évolutives observées sont attribuables à la convergence ou à la paramorphogenèse. En effet, si le taux de similitude pour l'ensemble des structures de base examinées dans deux espèces d'oiseaux s'avère bas, il n'y a aucun doute sur l'existence d'un cas typique de convergence. Mais si, par contre, ce même taux est très élevé, il ne peut être question de convergence mais d'une identité structurelle de base, remaniée par diverses tendances évolutives dont quelques-unes se sont développées parallèlement. Il en résulte que si deux, dix, vingt espèces d'oiseaux ou davantage montrent un habitus pratiquement identique, un complexe quadrato-tympanique assez semblable, le même type de palais ou une même configuration d'intestin, par exemple, elles peuvent avoir acquis ces particularités structurelles, soit par la voie de l'évolution convergente, soit par le phénomène de la paramorphogenèse. Il appartient au zoologiste de s'attaquer à ces problèmes que les méthodes taxonomiques traditionnelles n'ont pas réussi à résoudre.

Le but de la présente contribution est d'analyser en détail certaines tendances évolutives opérant au sein de groupements naturels d'oiseaux, de discuter leur valeur taxonomique, de dévoiler les cas d'évolution convergente et de mettre à profit le phénomène de la paramorphogenèse pour reconnaître les isomorphismes monophylétiques et en apporter le bénéfice à l'ornithosystématique synthétique, seule base de référence des zoogéographes, des physiologistes et des généticiens.

CONVERGENCE, PARAMORPHOGENESE ET TENDANCES EVOLUTIVES.

1. La léthargie naturelle, sous l'effet du froid, n'est observée que dans certaines espèces faisant partie des *Apodidae (Apodiformes)*, des *Caprimulgidae (Caprimulgiformes)* et des *Trochilidae (Upupiformes)*. Paramorphogenèse.

2. Dans l'immense majorité des oiseaux *(Non-Passeres)*, l'atlas est dépourvu de canaux vertèbrartériaux. Néanmoins la présence de ceux-ci caractérise tous les *Bucerotidae (Upupiformes)*, de même que les genres *Serpentarius (Cariamiformes)*, *Ephippiorhynchus (Ciconiiformes)*, *Opisthocomus (Musophagiformes)* et *Steatornis (Caprimulgiformes)*. Notons en outre que leur présence est encore observée occasionnellement dans les *Dromiceius (Casuariiformes)*. Convergence, sauf pour le groupe formé par les *Upupiformes-Caprimulgiformes*.

3. Dans l'immense majorité des oiseaux, l'atlas et l'épistropheus (l'axis) sont deux éléments indépendants. Toutefois ils forment un seul os chez les *Bucerotidae (Upupiformes)*, ainsi que dans les genres *Semeiophorus* et *Podargus (Caprimulgiformes)*. BEDDARD (1890, p. 117) signale avoir observé occasionnellement la soudure des deux premières vertèbres cervicales chez *Chunga (Cariamiformes)*. Convergence. Mais il semble se confirmer que les *Caprimulgiformes* sont, dans les systèmes de classification, à rapprocher des *Upupiformes*.

4. L'absence des processus uncinati est notée dans les genres *Opisthocomus (Musophagiformes)*, *Anhima*, *Chauna (Anhimiformes)* et *Dromiceius (Casuariiformes)*. Convergence.

5. Chez la plupart des oiseaux, les processus uncinati sont soudés sur les côtes. Ils s'articulent librement avec les côtes dans les groupes suivants où la paramorphogenèse est de règle :

Apterygiformes, *Sphenisciformes* et *Alciformes (Alcidae, Pelecanoididae, Gaviidae)*.

Ardeidae (Ciconiiformes), *Podicipedidae (Ralliformes)*.

Rheiformes et *Casuariiformes*.

Strigidae (Strigiformes) et *Alcedinidae (Coraciiformes)*.

6. L'os dorsal (le notarium) n'est pas uniformément répandu, mais sa présence ou son absence constitue un caractère taxonomique valable. Son occurrence est signalée dans les groupements suivants :

Phoenicopteridae (Phoenicopteriformes), *Threskiornithidae (Ciconiiformes)*, ainsi que dans les *Anhimidae (Anhimiformes)*. Paramorphogenèse.

Caloenididae, *Duculidae*, *Columbidae (Columbiformes)*; *Syrrhaptididae* et *Pterocledidae (Turniciformes)*. Paramorphogenèse.

Megapodiidae, *Cracidae*, *Tetraonidae*, *Phasianidae*, *Tinamidae (Galliformes)*; *Opisthocomidae (Musophagiformes)*. Paramorphogenèse.

Jacanidae, *Rhynochetidae*, *Eurypygidae (Jacaniformes)*; *Mesoenatidae (Turniciformes)*; *Podicipedidae (Ralliformes)*. Paramorphogenèse.

Aramidae, Psophiidae, Gruidae (partim), *Otididae* (partim); signalons que chez *Struthio (Struthioniformes)*, plusieurs vertèbres thoraciques ont tendance à fusionner (cf. aussi BEDDARD, 1890, p. 493). Paramorphogenèse.

Falconidae et *Polyboridae* (partim) *(Falconiformes)*.

Mais un os dorsal, composé d'un minimum d'éléments (de 2, rarement plus), est en outre observé chez *Phalacrocorax carbo* et *Nannopterum harrisii (Phalacrocoracidae/ Pelecaniformes)*, chez *Scolopax rusticola (Scolopacidae/Charadriiformes)*, ainsi que dans quelques *Trochilidae (Upupiformes)* [et *Alaudidae (Passeriformes)*]. Convergence.

7. Le doigt postérieur est vestigial ou manquant dans les quatre groupes suivants (convergence).

Rheiformes, Casuariiformes, Struthioniformes, certains *Otididae (Ralliformes)* et *Tinamidae (Galliformes)*. Paramorphogenèse.

Sphenisciformes, Alciformes, Procellariiformes, Lariformes (partim) et *Charadriiformes* (partim). Paramorphogenèse.

Syrrhaptididae, Pterocledidae, Turnicidae (Turniciformes). Paramorphogenèse.

Certains *Picidae (Piciformes)* où son absence est attribuable à la convergence.

8. La réduction du nombre de phalanges du doigt extérieur (IV), résultant de la soudure des éléments basaux, est signalée chez les *Apodidae (Apodiformes)*, les *Caprimulgidae (Caprimulgiformes)* et certains *Strigiformes* (*Phodilus badius* : cf BEDDARD, 1890). Paramorphogenèse.

Le fait est en outre signalé dans les *Syrrhaptididae* et les *Pterocledidae (Turniciformes)*.

9. Les fontanelles supra-occipitales sont assez bien répandues, mais deux cas différents sont à envisager. Il y a notamment des fontanelles supra-occipitales pairées et des fontanelles supra-occipitales impaires.

a) les pairées sont présentes chez tous les s u b a d u l t e s des :

Anseriformes, Phoenicopteriformes et *Threskiornithidae (Ciconiiformes)*. Paramorphogenèse.

Rheiformes et *Casuariiformes*. Paramorphogenèse.

Apterygiformes, Sphenisciformes, Alcidae (Alciformes) et *Procellariiformes*. Paramorphogenèse.

Charadriiformes; Gruidae, Aramidae, Psophiidae, Podicipedidae (Ralliformes) et *Eurypygidae (Jacaniformes)*. Paramorphogenèse.

De manière générale, ces fontanelles se rétrécissent avec l'âge de l'individu et peuvent même devenir minuscules chez les adultes, mais l'occlusion complète n'est observée que dans les *Sphenisciformes*, les *Psophiidae*, *Podicipedidae* et *Procellariiformes*, ainsi que dans certains *Anseriformes*, *Threskiornithidae*, *Charadriiformes* et les *Alcidae* de grande taille.

b) une fontanelle impaire minuscule se situe juste au-dessus du foramen magnum et est séparée du bord supérieur de celui-ci par une mince lame osseuse : cette particularité est observée chez les *Gaviidae* (*Alciformes*), mais aussi dans de nombreux *Columbiformes*, ainsi que chez *Syrrhaptes* (*Turniciformes*) et *Actophilornis africanus* (*Jacaniformes*).

La fontanelle est située sur le bord même du foramen magnum conférant à ce dernier un aspect de « vitrail gothique ». Le cas est relevé dans de nombreux *Columbiformes* et, en outre, dans les *Pterocledidae*, *Turnicidae* et *Thinocorythidae* (*Turniciformes*). Paramorphogenèse. Chez quelques *Columbiformes* et les autres *Jacanidae* (*Jacaniformes*) adultes, la fontanelle s'est complètement oblitérée.

10. Les processus basiptérygoïdiens ont, depuis longtemps déjà, attiré l'attention des ornithologistes soucieux de fonder la systématique des oiseaux sur une base anatomique. Mais une revue d'ensemble du problème se fait attendre.

Pour être fonctionnel, le sommet du processus basiptérygoïdien doit présenter une surface plane permettant l'articulation avec le ptérygoïde qui, face au processus basiptérygoïdien, doit également présenter un socle tronqué. Si les surfaces planes pour l'articulation avec le ptérygoïde ne sont pas présentes, mais au cas où il est très saillant, le processus basiptérygoïdien est de type rudimentaire et si la proéminence est faible, indistincte ou nulle, il est dit que le processus basiptérygoïdien fait défaut.

Mais les surfaces d'articulation des processus basiptérygoïdiens ne sont pas semblables l'une à l'autre. Elles peuvent être circulaires, ovalaires et même très étirées en longueur. Elles peuvent en outre se situer à la base du basisphénoïde, à proximité de l'articulation palato-ptérygoïdienne et à toute distance entre ces deux points. Enfin il y a lieu de remarquer que les processus basiptérygoïdiens peuvent être minces, robustes, courts et longs, alors que le ptérygoïde (mince, gros, ailé, tordu) très courbé peut se rapprocher très fort du basisphénoïde (large ou étroit) ou, quand celui-là est rectiligne, s'en trouver très écarté.

La présence des processus basiptérygoïdiens est considérée comme une condition primitive, parce qu'ils sont aussi observés chez quelques reptiles. C'est fort probable que dans nombre d'oiseaux la présence de ce caractère soit primaire, mais nous sommes convaincus que dans bien d'autres, son absence est primaire et que dans certains il s'est reformé secondairement.

Les processus basiptérygoïdiens sont fonctionnels chez :

les *Struthioniformes* et les *Casuariiformes;*
les *Apterygiformes;*
les *Rheiformes* et les *Galliformes* (*Galli* et *Tinami*);
les *Anseriformes* et les *Anhimiformes;*
les *Strigiformes.*

Ils sont rudimentaires ou absents chez :

les *Ciconiiformes* et les *Phoenicopteriformes;*
les *Sphenisciformes;*
les *Pelecaniformes, Phaëthoniformes* et les *Lariformes;*
les *Coraciiformes, Piciformes, Coliiformes, Apodiformes* et les *Passeriformes;*
les *Cuculiformes, Musophagiformes (Opisthocomi, Musophagi)* et les *Psittaciformes.*

Cas particuliers :

Procellariiformes : les processus basiptérygoïdiens sont présents chez les *Procellariidae*, absents chez les *Diomedeidae* et les *Hydrobatidae*.

Falconiformes : ils sont présents chez les *Cathartes*, absents chez les *Falcones, Pandiones* et *Accipitres*.

Alciformes : ils sont présents chez les *Pelecanoidea*, absents chez les *Alcae* et les *Gaviae*.

Charadriiformes : ils sont présents chez les *Haematopidae, Charadriidae, Vanellidae, Scolopacidae, Tringidae, Calidridae, Phalaropidae, Arenariidae* et *Rostratulidae;* absents chez les *Chionididae, Dromadidae, Burhinidae* et les *Glareolidae*.

Cariamiformes : ils sont absents chez les *Cariamidae*, présents chez *Sagittarius* (dans cette espèce ils prennent l'aspect d'une lame).

Columbiformes : ils sont généralement présents, mais ils manquent chez *Raphus, Pezophaps, Ectopistes, Columba picazuro, C. auraucana, C. rufina, C. subvinacea* et *C. flavirostris.* Chez *Goüra cristata*, les processus basiptérygoïdiens ont la forme d'une lame dont l'articulation avec les ptérygoïdes est souvent déficiente. Parmi quatre individus, nous avons observé : un sujet avec l'articulation fonctionnelle, un sujet dépourvu de surfaces d'articulation et deux sujets avec l'articulation fonctionnelle d'un seul côté du crâne seulement.

Turniciformes : ils sont présents chez les *Syrrhaptididae*, les *Pterocledidae* et les *Turnicidae*, alors qu'ils font défaut chez les *Thinocorythidae* et les *Mesoenatidae*.

Jacaniformes : ils sont présents chez les *Jacanidae*, mais manquent chez les *Eurypygidae* et les *Rhinochetidae*.

Ralliformes : ils sont rudimentaires chez les *Aramidae, Psophiidae, Otididae* et *Gruidae*, mais ils peuvent être occasionellement fonctionnels chez *Megalornis antigone, Anthropoïdes paradisea* et *Chlamydotis*. Ils sont absents chez les *Podicipedidae, Heliornithidae* et *Rallidae*, mais ils sont fonctionnels chez *Sarothrura böhmi*.

Caprimulgiformes : ils sont présents chez les *Caprimulgidae, Trogonidae* et les *Steatornithidae* (d'un type unique chez ces derniers), absents chez les *Podargidae*.

Upupiformes : les *Bucerotes* et les *Upupae* sont dépourvus de processus basiptérygoïdiens fonctionnels, mais parmi les *Phoeniculidae*, l'espèce *Scoptelus castaneiceps* se fait remarquer par la présence d'une articulation effective chez les sujets adultes. Chez quelques *Trochilidae* nous avons observé une facette d'articulation indistinctement surélevée sur le rostre parasphénoïdal à hauteur de l'articulation palato-ptérygoïdienne.

Il est intéressant et taxonomiquement important d'observer que l'occurrence des processus basiptérygoïdiens est typique pour chaque famille systématique d'oiseaux reconnue, excepté pour les *Rallidae*, les *Phoeniculidae*, les *Caloenididae* et les *Columbidae*, où des passages d'un type à l'autre sont constatés. Nous estimons qu'ils sont d'acquisition secondaire chez les *Phoeniculidae* et les *Rallidae* et que les pigeons américains montrent la tendance évolutive vers leur effacement. Il est un fait évident qu'il existe une corrélation étroite entre la forme, la longueur et l'épaisseur du ptérygoïde, d'une part, et l'occurrence des processus basiptérygoïdiens, d'autre part.

11. Le jabot n'est observé que dans quelques groupes d'oiseaux. Il s'agit d'une spécialisation, attendu que dans de nombreuses familles systématiques où il est absent, les oiseaux disposent d'un œsophage dont les parois sont à divers degrés dilatables.

C'est notamment le cas d'oiseaux qui sont à même d'avaler de gros morceaux (*Pelecaniformes, Ciconiiformes*, p. ex.) ainsi que de ceux dont l'œsophage peut présenter localement et temporairement une dilatation, comme le cas se présente chez les *Cuculiformes* et les *Musophagi*, ainsi que chez les *Bucerotes* et les *Trochili (Upupiformes)*. Paramorphogenèse.

Sans nous étendre sur les différents types de jabot, disons que ce dernier est observé dans les groupes apparentés suivants (paramorphogenèse) :

les *Galli* et *Tinami (Galliformes), Opisthocomi (Musophagiformes)*.

les *Thinocorythidae, Columbiformes* et certains *Falconiformes*.

les *Chionididae, Rostratulidae (Charadriiformes)* et certains *Alcidae* (Alciformes).

Notons que la présence d'un jabot n'est pas nécessairement liée au ramolissement et à la fermentation préventive des aliments ingérés.

12. En mesurant au compas la distance depuis la crête postérieure de l'antitrochanter jusqu'au bord antérieur de la fovea iliaca anterior à l'extrémité de l'ilion, nous obtenons la mesure appelée : partie préacétabulaire du bassin. La partie postacétabulaire est celle séparant la crête antitrochantérienne du rebord de l'ischion le plus distalement situé (vers l'arrière le point de référence est très souvent situé sur l'ankylose de l'ischion sur le pubis).

Grâce à cette mesure, nous pouvons diviser les oiseaux en deux groupes :

a) caractérisés par la partie préacétabulaire du bassin plus longue que la partie postacétabulaire :

Ciconiiformes, Phoenicopteriformes; Anhima, Chauna, Anseranas (Anhimiformes).

Apterygiformes et *Sphenisciformes.*

Ralliformes et *Jacaniformes.*

Strigiformes, Caprimulgiformes (aussi ± égale), *Cuculiformes, Musophagi (Musophagiformes).*

Galliformes et *Opisthocomi (Musophagiformes).*

Columbiformes (aussi ± égale) et *Turniciformes.*

b) la différence entre les deux parties étant souvent insignifiante, c'est tantôt l'une, tantôt l'autre partie qui l'emporte quant à la longueur absolue :

Psittaciformes;

Coraciiformes.

c) les groupes suivants ont la partie postacétabulaire du bassin plus longue que la partie opposée :

Rheiformes, Casuariiformes et *Struthioniformes.*

Upupiformes (aussi ± égale), *Apodiformes* et *Piciformes.*

Anseriformes (excepté *Cereopsis,* et ± égale chez les *Chloëphagini* et les *Dendrocygnidae).*

Procellariiformes (aussi ± égale), *Alciformes* (aussi ± égale), *Lariformes, Phaëthoniformes, Pelecaniformes* (aussi ± égale), *Charadriiformes* (aussi ± égale).

Podicipedidae (Ralliformes).

En recherchant des « adaptations », soit à un genre spécial de locomotion (*Piciformes, Rheiformes, Alciformes,* par exemple, ou *Strigiformes, Anhimiformes* et *Columbiformes,* par exemple), soit à un milieu quelconque, comme à la terre ferme, par exemple *(Upupidae, Burhinidae, Dendrocygnidae),* nous devons admettre qu'il n'y a pas convergence, mais que le type de bassin est génétiquement établi.

La locomotion sous eau est assurée, chez les *Podicipedidae* et les *Somateriidae*, par le mouvement des pattes, ce qui, à première vue, nécessiterait un autre type de bassin que de celui des oiseaux qui, sous la surface de l'eau, se déplacent à l'aide de leurs ailes *(Alciformes* et *Procellariiformes)* et pourtant ces deux groupes ont, quant aux rapports des valeurs métriques absolues préacétabulaires et postacétabulaires, le même type de bassin.

Notons en passant deux corrélations intéressantes :

a) la plupart des groupes naturels d'oiseaux caractérisés par la présence d'un notarium, appartiennent à la catégorie d'oiseaux qui ont la partie préacétabulaire du bassin plus longue que la partie opposée (25 familles systématiques, contre 3);

b) la plupart des groupes naturels d'oiseaux caractérisés par la présence d'un jabot, appartiennent à la catégorie d'oiseaux qui ont la partie préacétabulaire du bassin plus longue que la partie postacétabulaire (20 familles systématiques, contre 3).

Il en résulte que ces corrélations n'ont pas force de règle.

13. La protubérance musculaire intermétacarpienne est observée dans un nombre très limité de *Non-Passeres :*

dans les *Tetraonidae*, la plupart des *Phasianidae* (elle est rudimentaire dans les *Cracidae* et fait défaut dans les *Numididae* ainsi que dans les *Megapodiidae)*, dans les *Syrrhaptididae* et *Turnix nigricollis* chez lequel elle est faiblement développée;

dans les *Ramphastidae* et les *Picidae (Piciformes)* de même que dans les *Coliiformes;*

dans les *Trochilidae*, alors que dans les *Bucerotidae (Upupiformes)* la protubérance fortement grossie a fini par rétrécir l'espace intermétacarpien.

Il s'agit donc de trois exemples de paramorphogenèse.

14. Le nervus supracoracoideus, desservant le moyen pectoral et passant très près du coracoïde, peut se trouver partiellement ou entièrement encastré par ce dernier. Dans ce dernier cas, le passage s'effectue par le foramen supracoracoideum qui caractérise bon nombre de groupes naturels d'oiseaux.

La présence du foramen supracoracoideum est notée dans :

les *Struthioniformes, Casuariiformes* et *Rheiformes;*

les *Apterygiformes*, quelques *Sphenisciformes (Eudyptes, Spheniscus, Eudyptula)*, la plupart des *Alciformes (Gaviae, Pelecanoidea, Alcae : Cerorhinca, Cepphus, Alca, Fratercula, Uria, Synthliboramphus)* et les *Procellariiformes;*

les *Pelecanidae (Pelecaniformes)*, *Phaëthoniformes*, *Lariformes*, bon nombre de *Charadriiformes* : comme les *Haematopidae*, *Chionididae*, *Vanellidae*, *Burhinidae*, *Charadriidae;*

les *Phoenicopteriformes*, de nombreux *Ciconiiformes* (dont les *Threskiornithidae*, *Balaenicipitidae* et *Ephippiorhynchus*, *Leptoptilos*, *Xenorhynchus*);

les *Gruidae*, *Rallidae*, *Aramidae*, *Psophiidae*, *Heliornithidae* et les *Otididae* de forte taille (*Neotis* p. ex.) faisant partie des *Ralliformes;*

la plupart des *Falconiformes* (il se trouve ébauché chez *Falco* et *Harpagus*, mais est absent chez *Microhierax*, *Circus*, *Hieraaëtus*, *Accipiter*) ainsi que dans *Sagittarius (Cariamiformes);*

les *Apodiformes* et les *Trochilidae (Upupiformes);*

les *Strigiformes* et les *Leptosomatidae (Coraciiformes)*.

Par contre, le foramen supracoracoideum fait défaut chez :

les *Columbiformes* et les *Psittaciformes;*

les *Galliformes* (excepté *Penelope*) et les *Turniciformes;*

les *Ardeae (Ciconiiformes)* et les *Podicipedidae (Ralliformes);*

les *Musophagidae (Musophagiformes)*, *Cuculiformes*, *Coraciiformes* (excepté les *Leptosomatidae*), les *Piciformes*, les *Upupiformes* (excepté les *Trochilidae*);

les *Anseriformes* (il est ébauché chez *Coscoroba*, mais il est présent chez les *Anhimiformes* : *Anseranas*, *Anhima;* chez *Chauna*, il se trouve ébauché);

la plupart des *Otididae (Ralliformes)*, les *Cariamidae (Cariamiformes)*, les *Scolopacidae*, *Tringidae*, *Calidridae*, *Phalaropidae*, *Arenariidae*, *Rostratulidae*, *Glareolidae*, *Dromadidae (Charadriiformes);*

la plupart des *Sphenisciformes* et quelques *Alcidae (Alciformes)*.

Il en résulte que l'occurrence du foramen supracoracoideum est un caractère taxonomique valable et génétiquement établi.

15. Chez la plupart des oiseaux le processus pectinealis (prae-acetabularis) du bassin fait défaut ou se présente sous une forme vestigiale. Il est, par contre, très saillant dans d'autres groupes. Mais il est souvent malaisé de dire si, dans une espèce donnée, le processus est saillant ou $\pm$ vestigial. Nous estimons que dans les groupes suivants le processus pectinealis est saillant :

les *Struthioniformes* et les *Casuariiformes;*

les *Rheiformes*, les *Tinami* et encore nombre d'autres *Galliformes*, les *Mesoenatidae (Turniciformes);*

les *Apterygiformes;*

divers *Anseriformes;*

les *Centropes (Cuculiformes)* et les *Musophagidae (Musophagiformes)*.

16. Dans certains cas, la trachée peut s'allonger démesurément et présenter sous la peau des anses et circonvolutions dans la région du cou, du thorax ou de l'abdomen et même dans certaines espèces se loger, soit dans un creux du sternum, soit dans une sorte de corbeille formée par les clavicules (comme chez les *Guttera/Galliformes*, par exemple).

Cette tendance évolutive de s'allonger et de pénétrer dans le creux sternal, qui se développe parallèlement et indépendamment dans deux lignées différentes (*Gruidae* et *Cygnidae*), est bien connue (BERNDT, 1938). L'allongement de la trachée et sa disposition éventuelle en anses et en circonvolutions a été signalée :

dans les *Ralliformes (Gruidae, Aramidae, Psophiidae)*, les *Charadriiformes (Rostratulidae)* et les *Casuariiformes (Casuarius);*

dans les *Anseriformes (Cygnidae)*, les *Anhimiformes (Anseranas)* et les *Ciconiiformes* (*Ibis ibis* et *Platalea alba*);

dans les *Galliformes* (la plupart des *Cracidae*, chez *Guttera* et *Tetrao urogallus*);

dans les *Procellariiformes (Diomedeidae);*

[dans certains *Passeriformes*].

17. Le septum tracheae divise, sur une certaine longueur, la trachée en deux tubes. Il a été observé dans la plupart des *Sphenisciformes* et quelques *Procellariiformes* (paramorphogenèse), ainsi que chez *Platalea* (convergence) (cf. BEDDARD 1898, CHAPIN 1932).

18. Le métasternum peut présenter des échancrures (une ou deux paires) qui montrent la tendance, souvent vers l'obturation partielle (fenestrae), parfois vers l'effacement total de toute incision.

a) montrent une paire d'échancrures ou de fenêtres métasternales (avec obturation totale comme tendance évolutive extrême : cf. *Chauna, Haliëtor, Rhynochetus, Semeiophorus, Trochilidae)* :

les *Anseriformes, Anhimiformes* et *Phoenicopteriformes;*

les *Apterygiformes* et les *Sphenisciformes;*

les *Phaëthoniformes, Pelecaniformes, Podicipedidae (Ralliformes)* et *Ardeidae, Scopidae, Balaenicipitidae, Ciconiidae (Ciconiiformes);*

les *Tytonidae (Strigiformes), Caprimulgidae, Steatornithidae (Caprimulgiformes)* et *Upupiformes;*

les *Ralliformes* et *Jacaniformes;*

les *Psittaciformes, Falconiformes* et *Cariamiformes;*

les *Turnicidae* et *Mesoenatidae (Turniciformes)*.

Une paire d'échancrures (fenêtres) métasternales est une condition primitive du sternum. Alors que dans *Platalea alba* et *Stercorarius skua* il n'y a qu'une seule paire d'échancrures, chez tous les autres *Threskiornithidae/Ciconiiformes* et *Lariformes*, il y en a deux.

Dans les *Centropus* et *Cuculus (Cuculiformes)*, il y a normalement une seule paire d'échancrures métasternales, mais chez *Centropus monachus* et *Cercococcyx montanus* une deuxième paire est en formation qui est normalement constituée dans les autres *Cuculiformes* et les *Musophagi* examinés.

b) montrent deux paires d'échancrures ou de fenêtres (avec obturation totale comme tendance évolutive extrême : *Apodidae* et *Thinocorus*) :

les *Columbiformes, Pterocledidae* et *Thinocorythidae (Turniciformes);*

les *Coliiformes, Piciformes, Coraciiformes, Strigidae (Strigiformes), Podargi, Trogones (Caprimulgiformes)* et *Apodiformes;*

les *Gruiformes* et les *Struthioniformes* (ceux-ci avec une vague indication de deux paires d'échancrures);

les *Casuariiformes, Rheiformes, Galliformes* et *Opisthocomus (Musophagiformes);*

les *Procellariiformes, Alciformes, Lariformes* et *Charadriiformes.*

Il en résulte que le nombre de paires d'échancrures (fenêtres) métasternales est un caractère taxonomiquement valable et génétiquement établi.

19. La mue de l'aile primaire s'effectue chez la plupart des oiseaux selon le mode descendant (cf. VERHEYEN 1958, p. 101). Il convient de s'arrêter aux autres modes de la mue.

Le mode simultané caractérise :

les *Phoenicopteriformes* et les *Anseriformes;*

les *Sphenisciformes* et les *Alciformes (Gaviae, Alcae);*

les *Gruidae* (sauf *Balearica* et *Anthropoïdes*), les *Rallidae* (sauf *Sarothrura* et *Himantornis)* de même que les *Podicipedidae (Ralliformes),* ainsi que les *Jacanidae (Jacaniformes).*

Il s'agit donc de paramorphogenèse dans les oiseaux de la même lignée phylétique et de convergence d'une lignée à l'autre.

Le mode ascendant a été reconnu chez :

les *Aramidae,* ainsi que chez *Sarothrura* et *Himantornis (Ralliformes).*

Alors que chez la plupart des *Falconiformes* la mue de l'aile primaire s'effectue selon le mode descendant, les *Falcones* forment un groupe homogène où le mode divergent est de règle, le même donc que celui qui caractérise aussi les *Psittaciformes.* Paramorphogenèse.

20. Le duvet pulvérulent (pulviplumae) peut être répandu soit d'une manière diffuse sur une partie du corps, soit sous forme de petites touffes espacées, soit encore sous forme de plaques ou de bandages étendus.

Il y a là une tendance évolutive qui peut être observée aussi bien dans des groupes d'oiseaux de la même lignée (paramorphogenèse) que dans des groupes divers (convergence).

Chez certains *Accipitres (Falconiformes)*, dans leur région dorsale notamment, des zones et de petites touffes de duvet pulvérulent peuvent se présenter. Il en est de même pour les *Psittaciformes*, où il peut être réparti en plaques. A ce groupe se rattachent certains *Duculidae (Columbiformes)* chez lesquels le mode diffus reste de règle.

Des plaques sont encore observées dans les *Ardeidae* et les *Balaenicipitidae (Ciconiiformes)*, ainsi que chez les *Eurypygidae (Jacaniformes)*, dans certains *Tinami (Galliformes)* et les *Mesoenatidae (Turniciformes)*.

Le duvet pulvérulent est réparti d'une manière diffuse, rarement localement en touffes, chez les *Gruidae, Aramidae, Otididae (Gruiformes)* et les *Rhynochetus (Jacaniformes)*;

chez certains *Caprimulgidae, Podargidae (Caprimulgiformes)* et *Tytonidae (Strigiformes)*;

chez les *Leptosomatidae (Coraciiformes)* et certains *Picidae (Piciformes)*.

CONCLUSIONS.

Une vingtaine de particularités morphologiques ont été étudiées parmi l'immense groupe d'oiseaux formé par les *Non-Passeres*.

On pourrait aisément étendre ces comparaisons à une centaine de caractères taxonomiques et davantage si l'on prenait soin d'analyser et de constituer en séries évolutives les particularités suivantes :

forme et développement du processus lateralis anterior sterni et nombre de côtes s'y trouvant insérées;

développement du costosternum par rapport au corps sternal, occurrence des apophyses épisternales;

forme de l'os furculaire, occurrence de l'hypocleidium et développement de l'apex du bréchet;

étendue du canal carotidien et configuration du couple de carotides dorsales;

configuration et analyse détaillée de l'appareil syringial, du complexe de l'oreille moyenne, du complexe palato-vomero-maxillaire, du complexe narinal, de la ptérylie cervico-spinale;

forme particulière des trois premières vertèbres cervicales, du foramen magnum et position de ce dernier par rapport au plan formé par les quadrato-jugaux;

forme particulière de la fosse sous-trochitérienne de la tête de l'humérus et de sa compartimentation;

occurrence et développement de la crista lateralis humeri et du processus ectepicondyleus;

analyse des particularités présentées par la fosse rénale postérieure et du foramen obturatorium;

position des trochlées digitales par rapport à l'axe médian de la patte;

développement du péroné et configuration spéciale du « talon »;

configuration et rapports du lacrymal avec les os nasaux, frontaux, quadrato-jugaux et ectethmoïdes;

configuration de l'os hyoïde et de l'articulation palato-ptérygoïdienne;
occurrence du mésoptile;
si le nombre d'œufs par ponte complète est génétiquement établi ou non;
développement de la glande du croupion, de l'occurrence de son mamelon et de son duvet;
façon de se gratter la tête avec la pattte (au-dessus ou au dessous de l'aile);
type de podothèque, occurrence et développement des membranes interdigitales et de la griffe pectinée;
forme et coloration des œufs;
volume du jaune de l'œuf par rapport à l'œuf entier;
comportement des jeunes à la naissance (nidicoles ou nidifuges);
procédé de nourrissage mis en application par les parents;
configuration du complexe tendinal desservant les extenseurs des doigts et de l'aile;
disposition et forme des foveae dans l'œil;
ramphothèque (type, composition) et ses rapports avec les ouvertures narinales externes;
développement de l'encéphale et de ses parties composantes.

Il s'agit ici d'un choix opéré parmi la multitude de caractères taxonomiques susceptibles de nous fournir de plus amples informations sur le patrimoine génétique des oiseaux.

En passant en revue l'occurrence d'un seul caractère morphologique, physiologique et éthologique d'origine génétique à travers toute la classe des Oiseaux, on peut établir sa transformation et sa complication graduelles dans une longue série évolutive et présenter une classification des Oiseaux basée sur ce seul caractère examiné (dans cet ordre d'idées, nous avons ainsi jeté la base de vingt classifications différentes dans la première partie du présent travail).

En procédant de la même façon, on peut superposer deux, dix, trente, cent, deux cents séries morphologiques, physiologiques, éthologiques et analyser en détail les cas de convergence, de paramorphogenèse et les nombreuses tendances évolutives.

Grâce à cette méthode les oiseaux qui ont une base génétique commune, se dégagent, se réunissent pour former des familles systématiques et s'assemblent pour constituer des ordines. Ces groupements naturels finissent par indiquer, en raison du phénomène de la paramorphogenèse, les familles et ordres apparentés, donc ceux appartenant à la même lignée phylétique.

La classification synthétique qui en résulte, est susceptible de varier lorsque le nombre de caractères taxonomiques examinés comparativement est relativement petit et si les résultats d'une moisson de nouvelles recherches deviennent accessibles.

Une classification des oiseaux basée sur 20 ou 50 particularités morphologiques, physiologiques et éthologiques peut ainsi se trouver confirmée et raffermie quand 50 ou 100 autres s'ajoutent au potentiel déjà examiné, mais en l'occurrence, elle peut aussi être infirmée. En effet, en examinant 100 caractères d'une espèce, d'un genre, d'une famille, d'un ordre systématique d'oiseaux on est en mesure d'obtenir de plus nom-

breuses informations précises sur leur génotype que si l'examen se trouve basé sur la moitié seulement de ces caractères taxonomiques, même si ces derniers ont été choisis « judicieusement ».

Après l'étude approfondie d'un nouveau caractère taxonomique, nombreux sont les auteurs qui estiment se trouver en droit de contester la validité d'une classification synthétique si les résultats de leurs recherches ne cadrent pas entièrement avec ceux couvrant déjà une centaine de caractères taxonomiques. Ils ne semblent en effet pas réaliser que le degré d'affiliation d'une famille systématique à une autre, estimé provisoirement à 81 %, puisse, compte tenu des résultats de leurs recherches, ne se muer qu'en 80 % ou en 82 % !

La classification synthétique est susceptible de varier lorsque l'occurrence de chaque caractère taxonomique (soit +, soit —, soit ±) est interprétée dans le cadre des séries morphologiques susceptibles de fournir des informations sur la façon dont les tendances évolutives constatées s'extériorisent (convergence, paramorphogenèse). Dans le présent travail, 20 tendances évolutives ont été examinées comparativement, ce qui sans aucun doute influera sur la position, dans le système de classification, de l'une ou de l'autre famille d'oiseaux par rapport à une autre, et nous avons pris soin de fournir encore un bon nombre d'exemples pour illustrer l'importance des tendances évolutives dans les études relatives à la systématique de base des Oiseaux.

APPLICATIONS.

21. PELECANIFORMES. — Les *Sulidae* et les *Pelecanidae* ont atteint un degré élevé dans la hiérarchie des spécialisations morphologiques.

Alors que le rachis des *Sulidae* répond à la formule 17 (+ 1) — 3 — 15 (dont 6) — 7 — P avec une paire de côtes atteignant le processus costal, celle des *Pelecanidae* est différente : 16 (+ 1) — 1 — 18 (dont 8) — 6 — P, avec deux paires de côtes s'insérant sur l'angle hyosternal. Chez ces derniers, il y a distinctement sacralisation d'une série de vertèbres thoraciques suite à l'extension vers l'avant des ilions (résultant de l'augmentation de la masse musculaire des membres postérieurs due à l'augmentation du volume et du poids des *Pelecanidae :* (cf. VERHEYEN 1960, n° 42). Comme tendance évolutive, nous y notons donc une réduction de la cage thoracique qui peut être opérée, soit en partant du synsacrum (sacralisation de vertèbres thoraciques), soit en partant du cou (cervicalisation de vertèbres thoraciques), soit encore en partant simultanément ou alternativement du synsacrum et du cou. Les *Anhingae* étant indiscutablement apparentés au groupe formé par les *Sulidae* et les *Pelecanidae* et en analysant leur formule rachidienne de base 18 (+ 2) — 3 — 14 à 17 (dont 6 ou 7) — 6 — P, nous sommes amenés à la conclusion que le thorax se composait primitivement de 5 vertèbres, dont 2 auraient

été cervicalisées chez les *Anhingae*. Dans cet ordre d'idées le synsacrum des *Fregatae* aurait résorbé 4 éléments thoraciques et celui des *Pelecanidae* 5 (compensation avec la région cervicale du rachis).

Ces réductions étendues dénotent un âge phylogénique très ancien pour chacun des quatre groupes d'oiseaux composant les *Pelecaniformes*, ce qui se confirme d'ailleurs par la masse de particularités morphologiques caractérisant chaque subordo. La formule rachidienne de base des *Pelecaniformes* est donc vraisemblablement 16 (+ 2) — 5 — 14 (dont 5) — 7 — P.

22. LARIFORMES. — En examinant les formules rachidiennes des *Lariformes*, il y a lieu de reconnaître les deux types suivants, l'un 13 (+ 2) — 6 — 11 à 14 (dont 4 ou 5) — 7 ou 8 — P, qui est le propre des Sternes de petite taille *(Sterna, Chlidonias, Gygis)* et l'autre 13 (+ 2) — 5 — 13 ou 14 (dont 5) — 7 ou 8 — P qui caractérise les Sternes de grande taille, ainsi que tous les autres *Lariformes*. Manifestement, l'augmentation de la taille a influé sur le thorax, par le procédé de la sacralisation d'une vertèbre thoracique. La formule de base des *Lariformes* est donc celle qui caractérise les Sternes de petite taille.

En comparant les indices ostéométriques relatifs aux espèces faisant partie des *Stercorariinae* et des *Larinae*, nous observons que ces groupes d'oiseaux se caractérisent respectivement par :

h/u 0,93-0,97 et 0,85-0,89; h/2me mcp 1,80-1,94 et 1,65-1,77; f/tt 0,59-0,60 et 0,51-0,57; f/tmt 0,82-0,88 et 0,78-1,09;

les *Anoinae* et les *Sterninae* par :

h/u 0,85-0,86 et 0,81-0,89; h/2me mcp 1,61-1,62 et 1,51-1,65; f/tt 0,62-0,63 et 0,51-0,57; f/tmt 1,10-1,11 et 0,90-1,48.

Nous en déduisons que les *Lariformes* ont été le siège des trois tendances évolutives suivantes :

a) augmentation de la taille, influant sur la composition numérique des différentes régions de la colonne vertébrale;

b) allongement des articles osseux du bras selon la méthode allométrique, l'ulna augmentant sa longueur absolue d'une manière relativement plus importante que le 2me métacarpien;

c) écourtement des articles osseux longs de la patte selon la méthode allométrique, la partie variable étant le tarsométatarse.

Ces tendances se sont manifestées d'une manière parallèle dans les *Stercorariinae* et les *Anoinae*, d'un côté, et dans les *Larinae* et les *Sterninae*, de l'autre.

Il est enfin intéressant de noter que la forme fossile *Ichthyornis*, d'après le dessin de Krause G. (in O. C. Marsh, 1880), est suivant les indices ostéométriques un *Stercorariidae* (h/u 0,90, h/2me mcp 1,96, f/tt 0,74 f/tmt 1,73, h/f 1,88, index de locomotion 1,70).

23. CHARADRIIFORMES. — Il s'agit d'un ordo systématique polytypique. Alors que A. WETMORE (1960) reconnaît 9 familles, nous avons dégagé 13 types représentatifs pour autant de groupements naturels (VERHEYEN, 1960, n° 55). La partie présynsacrale du rachis subissant une réduction numérique dans le secteur thoracique en rapport avec la taille de l'oiseau (cf. *Haematopus, Numenius, Scolopax, Burhinus*), nous en déduisons que la formule rachidienne de base des *Charadriiformes* est la suivante 13 (+ 2) — 6 — 11 à 14 (dont 4 ou 5) — 7 ou 8 — P. Elle répond donc à celle des *Lariformes*.

En choisissant deux paires de familles, apparemment très voisines, notamment le couple formé par les *Charadriidae* et les *Vanellidae* et celui formé par les *Calidrididae* et les *Tringidae* et si nous comparons entre eux les indices ostéométriques relatifs aux pattes et ailes, nous obtenons pour les *Charadriidae* et les *Vanellidae* respectivement :

h/u 0,90-0,96 et 0,83-0,90; h/2me mcp 1,57-1,69 et 1,63-1,80; f/tt 0,53-0,60 et 0,38-0,57; f/tmt 0,76-0,92 et 0,44-0,77; h/f 1,31-1,46 et 1,52-1,79;

et pour les *Calidrididae* et les *Tringidae* respectivement :

h/u 0,93-0,97 et 0,88-0,95; h/2me mcp 1,53-1,58 et 1,43-1,83; f/tt 0,51-0,57 et 0,43-0,59; f/tmt 0,75-0,94 et 0,57-0,90; h/f 1,35-1,48 et 1,18-1,70.

Les modifications subies par les membres, quant aux longueurs relatives des différents os longs soutenant l'aile et la patte, se traduisent par les deux tendances évolutives suivantes :

a) celle amenant un allongement de l'aile, auquel prennent part surtout l'ulna, un peu moins l'humérus et distinctement moins le 2me métacarpien;

b) celle amenant un allongement de la patte, auquel participent surtout le tarso-métatarse et, dans une mesure moindre, le tibiotarse.

L'examen des indices ostéométriques nous révèle en outre que les familles suivantes se rattachent aux *Charadriidae* : les *Vanellidae, Haematopidae, Dromadidae, Burhinidae* et *Glareolidae;* et aux *Calidrididae* les *Tringidae, Phalaropidae* et *Rostratulidae*.

Dans les trois familles restantes, une troisième tendance évolutive apparaît :

c) celle relative à l'écourtement des pattes et qui concerne surtout celui du tarso-métatarse, dans une mesure moindre le tibiotarse. En se basant sur la formule ostéométrique alaire, il y a lieu de rattacher :

les *Chionididae* aux *Charadriidae;*
les *Arenariidae* et *Scolopacidae* aux *Calidrididae*.

Malgré le fait que les *Lariformes* et l'immense groupe hétérogène des *Charadriiformes* ont la même formule rachidienne de base, et que certaines familles manifestent les mêmes tendances évolutives (paramorphogenèse) conduisant à l'allongement du bras et à l'écourtement de la patte, elles sont nettement séparables par le fait qu'à l'origine de leur spécialisation, ils étaient déjà distincts, ce qui se réflète le mieux dans leurs indices h/f et l'index de locomotion où, en effet, nous avons obtenu pour les *Lariformes* respectivement 1,97-2,47 et 1,41-2,03 et pour les *Charadriiformes* 1,16-1,85 et 0,51-1,16.

Si du point de vue des indices ostéométriques, nous pouvons discerner un groupe de familles se rattachant aux *Charadriidae* (les *Vanellidae, Haematopidae, Dromadidae, Burhinidae, Glareolidae, Chionididae)* et un autre aux *Calidrididae* (les *Tringidae, Phalaropidae, Rostratulidae, Scolopacidae, Arenariidae*), l'existence de ces deux groupes se confirme en outre de la façon suivante :

Le diphasisme dans le plumage est, parmi les *Lariformes,* l'apanage des *Stercorariidae* seuls. Suite au phénomène de la paramorphogenèse, on peut s'attendre à le trouver dans les *Charadriiformes* où, en effet, le polyphasisme est signalé chez les Combattants *(Philomachus pugnax)*. Les Stercoraires se font, en outre, remarquer par le développement d'un dimorphisme sexuel distinct qui fait défaut chez les autres *Lariformes* ainsi que chez les *Charadriiformes,* à l'exception d'un groupe de familles qui se rattachent aux *Calidrididae*. Il s'y manifeste sous forme d'une différence notable dans la taille, doublée ou non d'une différence dans le patron et le coloris du plumage. Notons ensuite que les avantages de la taille et du plus beau plumage y reviennent tantôt au mâle, tantôt à la femelle.

Ainsi, dans les *Stercorariidae,* les femelles sont plus grandes que les mâles, comme c'est le cas également dans les *Tringidae* (*Numenius, Limosa,* p. ex.). Les femelles sont non seulement plus grandes de taille, mais leurs couleurs sont également mieux prononcées, dans les *Rostratulidae, Phalaropidae* et *Aphriza (Arenariidae)*. Les rôles sont inversés dans les *Calidrididae* où les couleurs sont à l'avantage des mâles : *Tryngites subruficollis, Erolia melanotos* et *E. acuminata,* ainsi que dans les *Tringidae (Philomachus pugnax)* où le mâle a non seulement la taille, mais aussi les belles couleurs pour lui. Notons que toutes ces familles se rapprochent des *Calidrididae.*

Autre détail important : le segment maxillaire du crâne est assez uniforme quant à sa conformation générale dans les *Lariformes;* il est polymorphe dans les *Charadriiformes*. Examinons l'extrémité des segments maxillaire et mandibulaire. Elle peut présenter quelques fossettes irrégulièrement réparties, mais elle peut aussi se trouver criblée de fossettes pour loger les terminaisons nerveuses, comme c'est le cas notamment dans les *Scolopacidae* chez lesquels la structure semble avoir atteint son maximum de développement. Signalons ensuite qu'on peut parler de la présence de fossettes nombreuses dans les *Arenariidae, Phalaropidae,*

Rostratulidae et *Tringidae* de même que dans les *Calidrididae,* à l'exclusion donc de toutes les familles qui se rattachent aux *Charadriidae* et celles qui composent les *Lariformes.*

Le groupe présidé par les *Calidrididae* se caractérise donc par deux tendances évolutives : l'une déterminant l'apparition d'un dimorphisme sexuel, l'autre transformant l'extrémité du bec en un organe sensoriel.

24. ALCIFORMES. — Ce petit groupe d'oiseaux est communément regardé comme directement apparenté aux *Laro-limicolae.* Leur formule rachidienne de base est celle qui caractérise les *Alcinae, Plautinae* et *Aethiinae,* soit 13 (+ 2) — 7 — 11 à 14 (dont 5) — 7 à 10 — P (chez les *Fraterculinae,* il y a eu sacralisation d'une vertèbre thoracique). Elle diffère donc de celle des *Charadriiformes-Lariformes* par la composition numérique de la région thoracique. Ceci constitue une première différence fondamentale. La deuxième concerne le rapport h/u. Alors que dans les *Laro-limicolae* il est invariablement <1, l'inverse est de règle dans les *Alciformes.* Il s'agit d'une différence structurelle de base. Une troisième différence structurelle se dégage après l'examen comparatif de certains indices ostéométriques. Si nous comparons les espèces de petite taille (*Plautus,* par exemple) aux grandes (*Alca* et *Uria,* p. ex.), nous obtenons respectivement, pour h/u 1,18-1,19 et 1,22-1,34; h/2me mcp 1,81-1,83 et 1,84-2,03; f/tt 0,62-0,64 et 0,56-0,58; f/tmt 1,31-1,37 et 1,19-1,28; h/f 1,52 et 1,60-1,79; index de locomotion 1,09 et 1,10-1,23.

Nous notons qu'avec l'accroissement de la taille, l'axe osseux de l'aile s'allonge davantage que celui de la patte (cf. les index de locomotion et h/f), que l'allongement proportionnel de l'ulna et du 2me métacarpien (contrairement à ce qui se passe chez les *Laro-limicolae)* est inférieur à celui de l'humérus et du 2me métacarpien, et que le tibiotarse et le tarsométatarse se sont allongés selon un même ordre de grandeur.

Le type morphologique des *Alciformes* est donc différent de celui des *Laro-limicolae,* ce qui se confirme d'ailleurs par l'acquisition par ceux-là de toute une série de nouvelles structures inexistantes dans les *Lariformes.*

25. PROCELLARIIFORMES. — La tendance à l'assimilation par le synsacrum d'une vertèbre thoracique se manifestant même à l'intérieur d'une même espèce de taille moyenne, il se conçoit que la formule rachidienne de base de cet important groupe d'oiseaux répond à 13(+ 2) — 6 — 11 à 13 (dont 5) — 8 — P qui est donc celle qui caractérise les *Charadriiformes* et les *Lariformes.*

Choisissons parmi les *Procellariidae* trois espèces de taille différente *(Daption, Fulmarus, Macronectes),* nous obtenons pour les indices ostéométriques, relatifs aux membres, respectivement les valeurs ci-après :

h/u 1,03; 1,03-1,06; 1,03; h/2me mcp 2,11; 2,15-2,22; 2,39; f/tt 0,54; 0,52-0,58; 0,55; f/tmt 0,88; 0,88-0,96; 0,92; h/f 2,18; 2,19-2,38; 2,75; index de locomotion 1,35; 1,49; 1,67.

Dans cette série d'espèces apparentées, mais de taille progressivement plus grande, nous observons :

que l'axe osseux de l'aile s'allonge plus fortement que celui de la patte (h/f, index de locomotion);

que l'humérus et l'ulna s'allongent dans les mêmes proportions, mais que la croissance du 2me métacarpien reste en retard;

que le fémur, le tibiotarse et le tarso-métatarse s'allongent suivant la méthode isométrique.

Le cas du *Pelecanoides* est particulièrement intéressant parce que ses narines externes, légèrement tubulaires, l'ont condamné à figurer parmi les *Procellariiformes*. WETMORE (1960) est d'avis que les structures de base, que l'oiseau a de commun avec les *Alciformes*, sont dues à la convergence.

Examinons comparativement les indices ostéométriques relatifs à l'aile : d'abord ceux des *Procellariidae* (considérés comme les moins spécialisés parmi les *Procellariiformes*), ensuite ceux se rapportant à *Pelecanoides* et en dernier lieu ceux qui caractérisent les *Alcidae* :

h/u 0,97-1,10; 1,26; 1,17-1,57; h/2me mcp 1,93-2,39; 1,74-1,80; 1,74-2,44.

Il en résulte que pour la conformation spéciale de son aile, *Pelecanoides* se rapproche le plus des *Alcidae* et il en est de même pour l'index de locomotion 1,26-1,86; 1,12; 1,08-1,46.

On pourrait, en outre, se demander pour quelles raisons les *Pelecanoides* naissent avec les paupières dessillées, pourquoi ils ont une mue alaire de type simultané et pour quelles raisons ils ont, sur un total de 105 particularités ostéologiques, 65 % de caractères en commun avec les *Plautinae* ? Si tout cela est attribuable à la convergence, il n'y a plus aucun obstacle fondamental à fusionner les *Pongidae* avec les *Hominidae*.

L'analyse du potentiel taxonomique des *Alciformes* et des *Procellariiformes* a montré à suffisance que les deux groupes sont phylogéniquement apparentés. Les structures dites dues à la convergence sont en réalité les conséquences d'une évolution paramorphogénique.

26. FALCONIFORMES. — La position systématique du *Gypohierax angolensis* continue à susciter des commentaires. Après avoir étudié la mue dans l'aile primaire des rapaces, sur la base de cet unique caractère taxonomique, V. & E. STRESEMANN (1960) estiment que l'oiseau, dont il est question, est un vautour primitif *(Aegypiinae)* et non un

aigle pêcheur *(Haliaeëtinae)*. Comme nous l'avons déjà fait remarquer précédemment (1953), le *Gypohierax* a un type de vol qui ressemble plutôt à celui des *Haliaeëtinae*. C'est également l'avis de K. CURRY-LINDAHL (1960). L'analyse du potentiel anatomique confirmant également cette même opinion (VERHEYEN 1959, n° 37), nous allons reconsidérer le problème en analysant les tendances évolutives qui caractérisent, d'un côté, les *Aegypiinae* et, de l'autre, les *Haliaeëtinae*.

Prenons trois aigles pêcheurs qui sont indiscutablement apparentés, notamment *Cuncuma*, *Haliaeëtus* et *Thallassoaëtus* couramment réunis dans le genre *Haliaeëtus*. Leur formule rachidienne répond à 13 (+ 1) — 5 — 14 ou 15 (dont 5 ou 6) — 6 ou 7 — P.

Celle des *Aegypiinae* se présente sous deux formes différentes :

a) les *Neophroninae*, *Necrosyrtini*, *Aegypiini* : 13 (+ 2) — 4 — 15 ou 16 (dont 5 à 7) — 5 à 7 — P.

b) les *Gypsini* : 15 (+ 2) — 3 — 15 (dont 6 ou 7) — 6 ou 7 — P. Notons que chez ces derniers il y a 20 vertèbres présynsacrales, ce qui est également l'apanage des *Falconidae* et de certains *Cathartidae* (*Vultur* et *Sarcoramphus*). Il ne s'agit donc nullement d'une aberration mais d'une situation primitive, puisque dans l'ontogenèse la formule rachidienne des sujets subadultes révèle très souvent 20 vertèbres présynsacrales. Par conséquent, il y a lieu de prendre comme formule de base de tous les *Falconiformes* : 13 (+ 2) — 5 — 12 ou 13 (dont 5) — 7 — P.

Comme tendance évolutive, nous observons le raccourcissement de la cage thoracique, soit par le procédé de la sacralisation, soit par celui de la cervicalisation. C'est ce qui explique la variation dans les formules rachidiennes relatives aux *Aegypiinae*.

La formule rachidienne du *Gypohierax angolensis* est la suivante :

14 (+ 1) — 4 — 14 (dont 5 ou 6) — 7 — P (4 subadultes ?).
13 (+ 1) — 5 — 13 (dont 5) — 7 — P (1 adulte).

La formule répond donc à celle des *Aegypiinae*, mais la tendance évolutive vers le type qui caractérise les *Haliaeëtinae*, est statistiquement valable.

Considérons les indices ostéométriques suivants (dans l'ordre : *Cuncuma* d'abord, *Haliaeëtus* ensuite et *Thallassoaëtus* en dernier lieu) :

h/u 0,79-0,84; 0,85; 0,89; h/2me mcp 1,85-1,95; 1,94; 2,10; f/tt : 0,67-0,69; 0,73; 0,75; f/tmt 1,15-1,18; 1,25; 1,26; h/f 1,61-1,72; 1,77; 1,80; index de locomotion 1,35-1,41; 1,50; 1,51.

Il en résulte que l'augmentation de la taille est accompagnée d'un allongement allométrique des os constituant les membres : l'accroissement en longueur de l'humérus étant plus fort que celui de l'ulna et du deuxième métacarpien;

l'accroissement en longueur du fémur étant plus fort que celui du tibiotarse et du tarso-métatarse, mais en restant plus faible que l'allongement proportionnel de l'humérus.

Quant aux *Aegypiidae*, nous obtenons (dans l'ordre : *Necrosyrtes* d'abord, *Trigonoceps* ensuite et *Torgos* en dernier lieu) :

h/u 0,79-0,80; 0,72-0,74; 0,70-0,73; h/2me mcp 1,89-1,93; 1,87-1,96; 1,81-1,91; f/tt 0,68-0,70; 0,64-0,67; 0,60-0,62; f/tmt 0,99-1,03; 0,95-1,00; 0,90-0,95; h/f 1,85-1,87; 1,87-1,96; 1,97-1,98; index de locomotion 1,49-1,53; 1,54-1,58; 1,56-1,57.

Il s'ensuit que, dans les vautours, l'augmentation de la taille est accompagnée d'un allongement plus substantiel de l'ulna et du 2me métacarpien que de l'humérus, et que le même type de croissance allométrique est observé dans les os longs de la patte. Le phénomène est donc différent de celui observé dans les *Haliaeëtinae*.

Quels sont les indices ostéométriques relatifs aux pattes et ailes de *Gypohierax ?* :

h/u 0,88-0,90; h/2me mcp 2,01-2,15; f/tt 0,65-0,67; f/tmt 0,93-1,03; h/f 1,81-1,84; index de locomotion 1,35-1,37.

Le cas du Vautour d'Angola est clair : les valeurs métriques proportionnelles relatives aux os longs du bras répondent à celles des *Haliaeëtinae* et pour celles relatives aux os longs de la patte, elles sont intermédiaires entre le groupe des Aigles pêcheurs et celui des Vautours.

L'oiseau a donc l'habitus et le type de vol d'un *Haliaeëtinae*.

La position du Secrétaire *(Sagittarius serpentarius)* dans les systèmes de classification est également contestée. Bien que cet oiseau montre indiscutablement des affinités avec les *Falconiformes*, de même qu'avec les *Cariamidae*, nous avons préféré l'unir à ces derniers pour former l'ordo des *Cariamiformes* qui est à jumeler avec les *Falconiformes*. La proposition équivaut à conserver le Secrétaire comme sous-ordre des *Falconiformes* et à élever les *Cariamidae* au rang d'ordre systématique à jumeler avec les *Falconiformes*.

Mais ce qui nous intéresse pour l'instant, c'est de savoir à quel groupe de *Falconiformes* le Secrétaire est à rattacher.

Sa formule rachidienne est la suivante : 14 (+ 1) — 4 — 15 (dont 7) — 6 — P. Ce qui nous frappe, c'est la présence de 7 vertèbres dorsosacrales, un fait très rare parmi les *Falconiformes*, et qui est observé

uniquement parmi les *Aegypiidae*. Or ces derniers ont comme indices ostéométriques h/u<0,90 et h/f>1,85, ce qui exclut toute parenté directe avec le Secrétaire. En examinant la liste des formules rachidiennes relatives aux *Falconiformes*, nous rencontrons les *Gymnogenys* qui, avec leur formule rachidienne 14 (+ 1) — 4 — 13 ou 14 (dont 6) — 6 ou 7 — P, et vu leur plus petite taille, pourraient, à juste titre, être retenus. Examinons leurs indices ostéométriques. Nous obtenons successivement (dans l'ordre : d'abord les *Gymnogenys*, ensuite *Sagittarius*) :

h/u 0,90-0,96; 0,99; h/2me mcp 2,01-2,16; 2,05; f/tt 0,67-0,70; 0,62; f/tmt 0,94-0,97; 0,67; h/f 1,22-1,39; 1,66; index de locomotion 0,86-0,98; 1,03.

Il y a lieu de remarquer que, dans les deux groupes, l'humérus s'est allongé d'une manière très importante, atteignant presque la longueur absolue de l'ulna, ce qui répond à une tendance évolutive particulière qui s'observe également parmi les *Polyboridae* du sous-ordre des *Falcones*, mais lesquels se caractérisent par 20 vertèbres présynsacrales.

Il en résulte que les *Sagittariidae*, les *Gymnogenysini* et les *Polyboridae* représentent trois groupes d'oiseaux ayant acquis, par la voie de la paramorphogenèse, un même type d'habitus.

27. PSITTACIFORMES. — La formule rachidienne des *Psittaciformes* se présente sous trois aspects :

Strigopidae : 11 (+ 3) — 6 — 13 (dont 4) — 7 — P;

Trichoglossidae, Platycercidae, Psittacidae : 11 (+ 3) — 4 ou 5 — 11 à 15 (dont 4) — 5 ou 6 — P;

Kakatoeidae : 11 (+ 3) — 4 — 11 à 14 (dont 5, parfois 4) — 5 ou 6 — P.

Dans le deuxième groupe, nous notons la tendance évolutive à la sacralisation d'une vertèbre thoracique (5 → 4), tendance qui s'est stabilisée dans les *Kakatoeidae* (4). Nous en déduisons que la formule rachidienne de base des *Psittaciformes* est celle du *Strigops habroptilus*.

Notons qu'elle est apparentée, d'un côté, à la formule rachidienne de base des *Falconiformes :* 13 (+ 2) — 5 — 12 ou 13 (dont 5) — 5 ou 6 — P (cervicalisation d'une vertèbre thoracique, phénomène se trouvant accentué chez les *Gypsini*).

28. CORACIIFORMES. — La formule rachidienne de base des *Coraciiformes* est la suivante : 13 (+ 1) — 5 — 10 à 12 (dont 3 ou 4) — 6 ou 7 — P. C'est également la formule de base des *Piciformes, Strigiformes, Caprimulgiformes, Upupiformes, Cuculiformes, Apodiformes* et *Coliiformes*.

Comme tendance évolutive, nous notons la réduction du thorax par suite de la sacralisation d'une seule vertèbre thoracique *(Apodiformes,*

Cuculiformes, Upupae, Podargidae, Semeiophorinae, Urocoliinae, Meropidae) ou de deux vertèbres thoraciques (*Caprimulginae, Trochili, Coccystinae*), résultant de la cervicalisation d'une vertèbre thoracique (*Coccystinae, Upupidae* et *Bucorvinae, Steatornithidae, Alcedinidae, Momotidae, Todidae*). Paramorphogenèse.

29. CICONIIFORMES. — Considérant les différentes formules rachidiennes que présentent ces groupes d'oiseaux apparentés, nous considérons comme formule de base la suivante : 15 (+ 2) — 6 — 12 à 14 (dont 4 ou 5) — 5 à 7 — P et le raccourcissement de la partie thoracique du rachis comme tendance évolutive principale.

Différentes étapes sont à reconnaître :

a) la réduction du thorax suite à une cervicalisation de vertèbres :

16 (+ 2) — 5 — 14 à 16 (dont 5) — 6 ou 7 — P : *Phoenicopteriformes;*

17 (+ 2) — 4 — 12 à 15 (dont 5 ou 6) — 5 ou 6 — P : *Ardeidae;*

b) la réduction du thorax au profit du dorso-sacrum :

15 (+ 2) — 5 — 13 à 15 (dont 4 ou 5) — 5 à 7 — P : *Threskionithidae;*

15 (+ 2) — 4 — 13 à 15 (dont 5 ou 6) — 5 ou 6 — P : *Ciconiidae* et *Balaenicipitidae;*

c) le nombre élevé de côtes atteignant le sternum (6) pour 4 vertèbres thoraciques suggère une réduction importante de la partie présacrale du rachis; nous relevons en effet :

14 (+ 2) — 4 — 14 (dont 4) — 5 — P : *Scopidae.*

30. ARCHAEOPTERYGIFORMES. — « From its remains, *Archaeornis* may be characterized as a reptile in the disguise of a bird ». Il s'agit de l'opinion de HEILMANN (1926, p. 62), qui a étudié la question relative à l'origine des Oiseaux sous toutes les faces. LOWE (1944) en réexaminant le problème professe la même opinion. A notre avis, il est encore trop tôt pour décider si les *Archaeopterygiformes* appartiennent aux *Reptilia* ou à la nouvelle classe des *Saururae* à créer et à placer entre les *Reptilia* et les *Aves*. Il y a lieu d'admettre que la seule présence du plumage ne peut pas être invoquée comme une condition suffisante pour placer les *Archaeopterygiformes* parmi les Oiseaux.

Une autre question est de savoir quel statut taxonomique il y a lieu d'accorder aux trois exemplaires trouvés de ces saururés fossiles. S'agit-il soit d'une seule espèce, *Archaeopteryx lithographica*, comme il est proposé par NOPSCA (1926), STEINER (1938) et DE BEER (1954), soit de deux espèces appartenant à deux genres différents (*Archaeopteryx lithographica* et *Archaeornis siemensi*) ou même s'agit-il d'espèces appar-

tenant à deux familles systématiques différentes comme le suggère PETRONIEVICS (1927 et 1950) ? WETMORE (1960) est d'avis que STEINER et DE BEER ont sous-estimé les différences ostéologiques relevées et reconnaît les deux genres proposés par PETRONIEVICS. Alors que WETMORE base son opinion principalement sur une différence dans la taille des deux fossiles et sur la conformation de la patte, de notre côté nous avons examiné le problème sous l'angle des indices ostéométriques (la formule rachidienne d'*Archaeornis siemensi* n'a pas son homologue parmi les oiseaux récents).

Le dessin figuré par HEILMANN (p. 37) et les valeurs métriques absolues publiées par DE BEER (p. 31 et 39) nous ont permis de comparer les deux individus. Rappelons que l'espèce *Archaeopteryx lithographica* est de taille plus grande qu'*Archaeornis siemensis*. Nous avons obtenu respectivement :

h/u 1,07 et 1,15; h/2me mcp 2,18 et 2,28; f/tt 0,72 et 0,73; f/tmt 1,38 et 1,27; h/f 1,24 et 1,24; index de locomotion 0,96 et 0,90.

Il en résulte qu'il s'agit effectivement de deux espèces différentes. Dans aucune espèce récente, la variation individuelle et sexuelle dans l'index h/u n'atteint un maximum de variation de 7 % (échantillonnage basé sur 2 exemplaires !). En outre, en augmentant de taille, l'axe osseux de l'aile semble s'allonger davantage que celui de la patte alors que l'humérus et le fémur s'allongent simultanément d'une manière plus forte que les autres articles constituant les membres. Ce qui est tout à fait contraire à ce qui se passe dans les oiseaux récents, de taille différente, mais appartenant à la même lignée.

La configuration du complexe scapulo-coraco-claviculaire et le développement particulier de la crista lateralis humeri témoignent en outre en faveur de la thèse de PETRONIEVICS que les différences sont au moins d'ordre générique. Jusqu'à plus ample informé, nous considérons les espèces *Archaeopteryx lithographica* et *Archaeornis siemensi* comme faisant partie de la famille des *Archaeopterygidae*.

RÉSUMÉ.

Pour obtenir des informations sur le patrimoine génétique d'un groupe d'oiseaux, il convient d'étudier comparativement le plus grand nombre possible de caractères taxonomiques et de présenter ceux-ci dans des séries évolutives morphologiques, physiologiques et éthologiques.

Une systématique soucieuse de représenter sous une forme conventionnelle les relations phylétiques entre les divers groupes naturels d'oiseaux se doit d'être objective. Toutes les recherches entreprises pour découvrir les complications structurelles subies par un seul complexe morphologique à travers toute la classe des Oiseaux sont des contributions très importantes à une meilleure connaissance du patrimoine géné-

tique des groupements naturels, mais elles ne peuvent servir de prétexte pour renier ou remanier une ornithosystématique déjà fondée sur une centaine de séries évolutives, dont la révision n'est recommandée que lorsqu'une dizaine de nouvelles séries sont disponibles.

L'analyse des tendances évolutives a en outre confirmé que le Pétrel plongeur *Pelecanoides* est un Alciforme (et non un Procellariiforme : cf. WETMORE 1960), que le Vautour d'Angola, *Gypohierax* est un *Haliaeëtinae* (et non un *Aegypiinae* : cf. STRESEMANN 1960), que l'oiseau fossile *Ichthyornis* est un *Stercorariidae* et que les *Archaeopterygiformes* comprennent deux espèces différentes, notamment *Archaeopteryx lithographica* et *Archaeornis siemensi* (et non une seule : cf. DE BEER 1954). Il s'est confirmé en outre que le groupe *Laro-limicolae* est à dissocier, que les *Trochili* se rapprochent des *Upupae*, les *Apterygiformes* des *Sphenisciformes*, les *Gaviae* des *Alcae*, les *Falconiformes* des *Psittaciformes* et les *Alciformes* des *Procellariiformes*. La position systématique des *Opisthocomidae* et des *Musophagidae* est à revoir, leurs tendances évolutives plaident en effet pour le rapprochement de l'Hoazin avec les *Cracidae (Galliformes)* et celui des Touracos avec les *Centropes (Cuculiformes)*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

BEDDARD, F. E.
1898. *The Structure and Classification of Birds.* (New York.)

BERNDT, R.
1938. *Intrasternale Trachealschlingen bei Vögeln.* (Gegenb. Morphol. Jahrb., Bd. 82.)

CHAPIN, J. P.
1932. *The Birds of the Belgian Congo.* (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LXV.)

CURRY-LINDAHL, K.
1960. *Ecological studies on Mammals, Birds, Reptiles and Amphibians in the Eastern Belgian Congo, Pt II.* (Ann. Kon. Mus. B. C. Tervuren; Zool. wet., reeks in 8°.)

DE BEER, G.
1954. *Archaeopteryx lithographica.* (London.)

HEILMANN, G.
1926. *The Origin of Birds.* (London.)

LOWE, P. L.
1944. *An analysis of the Characters of Archaeopteryx and Archaeornis. Where they Reptiles or Birds.* (The Ibis 86.)

MARSH, O. C.
1880. *Odonthornithes. A Monograph of the Extinct toothed Birds of North America.* (New Haven.)

NOPCSA, F.
1926. *Bemerkungen zu Petronievics seinen Arbeiten über Archaeopteryx.* (Ann. géol. Pénins. Balkan., Belgr., vol. 8, 2.)

PETRONIEVICS, B.
1927. *Nouvelles recherches sur l'ostéologie des Archaeornithes.* (Ann. Paléont. Paris, 16.)
1950. *Les deux oiseaux fossiles les plus anciens.* (Ann. Géol. Pén. Balkan., vol. 18.)

STEINER, H.
1938. *Der « Archaeopteryx »-Schwanz der Vogelembryonen.* (Vierteljahr. Naturf. Ges. Zürich., vol. 83, Beilbl. 30, Festschr. K. Hescheler, Nov. 3.)

STRESEMANN, V. & E.
1960. *Die Handschwingen-mauser von Tagraubvögel.* (Journ. f. Ornith., Bd. 101, n° 4.)

VERHEYEN, R.
1953. *Exploration du Parc National de l'Upemba. Oiseaux* (Inst. Parcs Nat. Congo belge, n° 19.)
1958. *A propos de la mue des rémiges primaires.* (Le Gerfaut, 48, p. 101.)
1959. *Révision de la systématique des Falconiformes.* (Bull. Inst. R. Sc. Nat. Belg., T. XXXV, n° 37.)
1960. *Considérations sur la colonne vertébrale des oiseaux (Non Passeres).* (Bull. Inst. R. Sc. Nat. Belg., T. XXXVI, n° 42.)
1960. *Sur la valeur des indices ostéométriques en ornithotaxonomie.* (Bull. Inst. R. Sc. Nat. Belg., T. XXXVI, n° 55.)

WETMORE, A.
1960. *A classification for the Birds of the World.* (Smiths. Miscell. Coll., vol. 139, n° 11.)

RIJKSUNIVERSITEIT TE GENT,
INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.



AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21 rue de la Limite, Bruxelles-3